LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR GAMOGONIE UND SPOROGONIE VON SARCOCYSTIS SUICANIS IM DÜNNDARM EXPERIMENTELL INFIZIERTER HUNDE

Monika Schäffler

1979

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41535722_0035

Aus dem Institut für Vergleichende Tropenmedizin
und Parasitologie der Tierärztlichen Fakultät
der Universität München

Vorstand: Professor Dr. Dr. h.c. J. Boch

LICHT- UND ELEKTRONENMIKROSKOPISCHE UNTERSUCHUNGEN ZUR GAMOGONIE UND SPOROGONIE VON SARCOCYSTIS SUICANIS IM DÜNNDARM EXPERIMENTELL INFIZIERTER HUNDE

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der tiermedizinischen Doktorwürde
der Tierärztlichen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität München

von
Monika Schäffler
aus
Oberschleißheim

München 1979

Gedruckt mit Genehmigung der Tierärztlichen Fakultät

der Universität München

Dekan : Prof. Dr. H. Kräußlich

Referent : Prof. Dr. Dr.h.c. J. Boch

Korreferent : Priv.-Doz. Dr. H.-G. Liebich

Tag der Promotion : 27. Juli 1979

UNIV. LEIDEN BIBL.

DISSERTATIONS– UND FOTODRUCK FRANK
8 München 2, Gabelsbergerstraße 15, Tel. 2 8 0 9 0 9 0

Inhaltsübersicht

		Seite
I.	Einleitung	1
II.	Entwicklung der Sarkosporidien im Endwirt (anhand der Literatur)	2
III.	Eigene Untersuchungen	10
	A. Material und Methoden	10
	B. Ergebnisse	13
	1. Lichtmikroskopische Untersuchungen	13
	2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen	25
	a) Makrogamont	25
	b) Mikrogamont	30
	c) Syzygiebildung	32
	d) Sporozyste und Sporozoit	34
IV.	Besprechung der Ergebnisse	36
V.	Zusammenfassung	47
	Summary	48
VI.	Literaturverzeichnis	49
	Lebenslauf	

I. Einleitung

Hinter der früher als Sarcocystis miescheriana, Kühn,1865, bezeichneten Sarkosporidienart des Schweines verbergen sich 2 verschiedene Arten. Die Art, die den Menschen als Endwirt hat, wird Sarcocystis suihominis, und diejenige mit dem Hund als Endwirt, Sarcocystis suicanis genannt. Die Differenzierung beider Arten ist durch ihre Wirtsspezifität und durch die unterschiedliche Morphologie der Muskelzystenwand möglich.

Die Schweinesarkosporidien sind von klinischem und, das Schwein betreffend, auch von wirtschaftlichem Interesse.

Frühere Untersuchungen über S. suicanis hatten die Entwicklung im Zwischenwirt Schwein zum Thema. Schizogonie und Zystenbildung sind heute weitgehend bekannt.

In der vorliegenden Arbeit soll der Entwicklungsgang von S. suicanis im Endwirt Hund licht- und elektronenoptisch dargestellt werden, wobei das Schwergewicht auf der feinstrukturellen Untersuchung der Gamogonie- und Sporogonie-Stadien liegt.

II. Entwicklung der Sarkosporidien im Endwirt (anhand der Literatur)

Aus allen bisherigen Untersuchungen über die Entwicklung der Sarkosporidien im Endwirt geht hervor, daß sich die Parasiten entweder in den Epithelzellen oder subepithelial in der Lamina propria der Dünndarmwand entwickeln. Dort differenzieren sich aus den eingedrungenen Zystozoiten Makro- und Mikrogamonten, die zu weiblich determinierten Makro- und zu männlich determinierten Mikrogameten reifen. Diese beiden haploiden Stadien vereinigen sich zur diploiden Zygote, aus der sich eine Oozyste mit einer sehr stabilen Wand bildet. Mit der nun einsetzenden meiotischen Teilung beginnt die Sporulation, deren Endprodukte - die Sporozoiten - wieder haploid sind.
Die Sporozysten, die 4 Sporozoiten und einen granulierten Restkörper enthalten, werden einzeln oder selten paarweise (noch als Oozyste) nach einer speziestypischen Präpatenzzeit mit dem Kot ausgeschieden. Der Infektionszyklus schließt sich, wenn die Sporozysten vom Zwischenwirt oral aufgenommen werden.

Anhand der Literatur sollen nun Einzelheiten der Gamogonie und Sporogonie verschiedener Sarkosporidienarten dargestellt werden.

FAYER (1970) beschrieb erstmalig die geschlechtliche Entwicklung von Sarkosporidien in Zellkultur. Er infizierte embryonale Vogel- und Säugetierzellen mit Zystozoiten aus Muskelzysten eines Stares (Quiscalus quiscula). Eine Stunde p. i. beobachtete er freie, bewegliche, bananenförmige Zellen, die sich 30 Stunden p. i. abgerundet hatten. 48 Stunden p. i. sah er Kernteilungen und 72 Stunden p. i. waren die Organismen mit einer Hülle umgeben. FAYER (1972) setzte

seine Untersuchungen mit dieser Sarkosporidien-Art fort und konnte Makrogamonten sowie mehrkernige Mikrogamonten im Verhältnis 82 : 18 darstellen. Freie Mikrogameten mit 2 Geißeln und zystenähnliche Körper stellte er 42 - 72 Stunden p. i. fest.

VETTERLING, PACHECO und FAYER (1973) untersuchten diese Formen elektronenoptisch. In den extrazellulären Zoiten wurden ein Conoid, Polring, Rhoptrien und Mikronemen sowie eine Mikropore und Mitochondrien vom Tubulus-Typ nachgewiesen. 1 Stunde p. i. wurden intrazelluläre Zoiten innerhalb einer parasitophoren Vakuole beobachtet. Rhoptrien, Golgi-Apparat und Mikropore waren nicht mehr erkennbar. 12 Stunden p. i. verloren die Parasiten, jetzt als Trophozoiten bezeichnet, ihr Conoid und die Mikronemen.

Der Trophozoit ist von einer Doppelmembran umgeben , die parasitophore Vakuole wird durch eine einfache Membran vom Wirtszellzytoplasma getrennt. Polysaccharid-Granula und lichtdichte Vakuolen konnten beobachtet werden.

Junge kugelförmige Mikrogamonten (3,5 x 4,5 x 6,5 µm) sind von einer einfachen äußeren und einer inneren Membran begrenzt. Im Kern, der keinen Nukleolus besitzt, werden intranukleäre Fibrillen gesehen, die in späteren Teilungsstadien nicht mehr vorhanden sind. Am peripheren Rand des Mikrogamonten liegen dichte Platten, in deren Matrix BÜndel von wenigstens 4 Tubuli zu zählen waren. Mikroporen mit einem Durchmesser von 85 nm waren wieder vorhanden. Mehrkernige Mikrogamonten enthielten zwischen Kernen und Pellikel einen einzelnen Basalkörper mit 9 Triplets oder 2 Basalkörper, die senkrecht zueinander stehen.

Der Makrogamont (4 x 4,5 x 8 µm) hat einen großen Kern mit einem exzentrisch gelagertem Nukleolus. 3 unterschiedlich

dichte und große Granula und Vakuolen im Zytoplasma sind vorhanden, außerdem noch Polysaccharidgranula, ein einzelnes Mitochondrium, spindelförmige Vakuolen und freie Ribosomen, Mikroporen fehlen. Der reife Makrogamet ist von einer Doppelmembran umhüllt.

Die Oozyste wird von 7 konzentrischen Schichten umgeben, wobei 3 Schichten die äußere und 1 Schicht die innere Hülle bilden. Eine weitere Schicht liegt zwischen Oozystenwand und Zytoplasma, welches von einer Doppelmembran umgeben ist. Die Oozyste enthält große Vakuolen, viele Mitochondrien, endoplasmatisches Retikulum, Ribosomen und einen Kern mit Nukleolus.

FAYER und THOMPSON (1975) untersuchten die einzelnen Formen auf Lipide, Proteine und Kohlenhydrate. Neutralfettropfen und Kohlenhydrate kommen im Zytoplasma von Mikrogamonten, Makrogameten und Oozysten vor. Diffuses Protein oder Proteingranula fand sich bei allen Stadien im Zytoplasma und trat mit dem Kern in Verbindung.

Die Gamogonie von S. suihominis in homologer Zellkultur stellten MEHLHORN und HEYDORN (1979) elektronenoptisch dar. Sie war bereits 18 - 22 Stunden p. i. abgeschlossen. 12 Stunden p. i. ließen sich Makro- und Mikrogamonten differenzieren. Beide liegen in einer parasitophoren Vakuole, die von 2 Membranen begrenzt wird. Aus mehrkernigen Mikrogamonten entstehen 14 - 18 Stunden p. i. 20 - 30 dreigeißelige Mikrogameten (4 - 5 µm lang). Die Makrogameten werden von einer Doppelmembran-Pellikula umgeben, enthalten den Hüllbildungskörpern I und II von Eimerien sehr ähnliche Gebilde. Die Oozysten, die 18 Stunden p. i. auftreten, verfügen über eine Wand, die aus 5 Membranen aufgebaut ist; das Zytoplasma wird von weiteren 2 Membranen umgeben. 22 Stunden p. i. beginnt

die Sporulation, die jedoch nicht vollständig ist, da die Zellkultur bereits so weit zerstört war, daß sich eine weitere Entwicklung als unmöglich erwies.

ROMMEL, HEYDORN und GRUBER (1972) beschrieben die Sporozyste von Sarcocystis tenella (heute als S. ovifelis bezeichnet) in den Fäzes der Katze. Nach licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen von MEHLHORN und SCHOLTYSECK (1974) entwickelt sich diese Art im gesamten Dünndarm und im Colon unmittelbar unter der Epithelzellschicht. Die Parasiten sind von einer parasitophoren Vakuole umgeben, die durch eine Elementarmembran zur Wirtszelle hin begrenzt wird. Die unsporulierte Oozyste wird von einer 0,25 µm dicken Wand umhüllt, das Zytoplasma wird von einer Elementarmembran begrenzt. Die Oozyste enthält einen großen, meist randständigen Kern, osmiophile und andere glänzend weiß erscheinende Granula. In Kernnähe befindet sich ein kristallkörperähnliches Gebilde. 9 Tage p. i. sind die Oozysten zu 90 % sporuliert. Die Hülle der Sporozyste ist elektronendicht und 60 nm stark, sie hat an einigen Stellen Verdickungen von 130 nm. Das Zytoplasma wird ebenfalls von einer Elementarmembran umgeben. Am 9. Tag p. i. befanden sich die meisten Sporozysten im Zwei-Kerne-Stadium, wobei die Kerne an den beiden Polen lagen.
Entwicklungsstadien von S. fusiformis (S. bovifelis) in der Dünndarmschleimhaut der Katze untersuchten HEYDORN und ROMMEL (1972) lichtmikroskopisch. Nach Verfütterung von Rinderschlünden fanden sie zwischen dem Epithel und der Lamina propria von Duodenum und Jejunum die sich entwickelnden Parasiten. 8 Stunden p. i. hatten sich die eingedrungenen Zystozoiten abgerundet. 24 Stunden p. i. bis 2 Tage fanden sich Makrogamonten, die am 3. Tag p. i. dünne Hüllen mit 1 - 3

kappenartigen Verdickungen an den Polen hatten; PAS-positive Granula traten erstmalig auf. 4 Tage p. i. wurden Oozysten mit vielen Granula und am 5. Tag p. i. Sporoblasten beobachtet.

Ultrastrukturelle Studien über die geschlechtlichen Stadien von S. fusiformis in der Hauskatze machten SCHOLTYSECK und HILALI (1978). Das infektiöse Material stammte von einem Wasserbüffel (Bubalus bubalis). Die Parasiten entwickeln sich in den Epithelzellen oder in den den Epithelzellen benachbarten Zellen. Die intrazellulären Merozoiten zeigen mehr als 13 osmiophile Körper, die an Rhoptrien erinnern und an den Polen liegen. Während ihrer Weiterentwicklung verschwinden Mikronemen und Rhoptrien. Die Mitochondrien zeigen tubulären Charakter. Die Pellikula besteht aus 3 Membranen. Der reife Makrogamet ist ebenfalls von 3 Membranen umgeben. Amylopektin-Granula und Hüllbildungskörper (WFB) vom Typ I und II sind vorhanden. WFB II liegen in einer Vakuole und werden von einer Membran begrenzt. Außerdem umgeben den Kern dunkle Körper, deren Funktion unbekannt ist. Die älteren Mikrogamonten sind mehrkernig. Die Mikrogameten ähneln denen anderer Kokzidien.

Nach RUIZ und FRENKEL (1976) dringen die Merozoiten von S. muris gewöhnlich über die Becherzellen in die Dünndarmwand der Katze ein. 12 Stunden p. i. finden sich Makrogameten basal des Epithelzellkerns. 24 Stunden p. i. liegen sie an der Basalmembran oder in der Lamina propria. Mikrogamonten werden hier erstmals in vivo beschrieben. 48 Stunden p. i. treten Oozysten auf, 72 Stunden p. i. beginnt die Sporoblastenbildung.

Nach Verfütterung eines mit S. fusiformis (S. bovicanis) infizierten Rinderherzes beobachtet FAYER (1974) im Hund die Entwicklung des Parasiten im mittleren Drittel der Duodenum-, Jejunum- und Ileumzotten. Zwischen 2. und 13. Tag p. i. fand er Makrogamonten, ab 7. Tag p. i. waren Oozysten in verschiedenen Entwicklungsstadien zu sehen.
SHEFFIELD und FAYER (1978) berichten über elektronenmikroskopische Untersuchungen an S. cruzi- (S. fusiformis) Oozysten. Sie liegen in der Lamina propria extrazellulär in der Nähe eines Blutgefäßes. Ihre Wand besteht aus 6 konzentrischen Schichten. Im Zytoplasma fanden sich rauhes und glattes endoplasmatisches Retikulum, ein Golgi-Apparat, Amylopektin-Granula, Lipidtröpfchen und Mitochondrien vom Tubulus-Typ. Hüllbildungskörper waren nicht erkennbar.
CHAUHAN und Mitarb. (1977) untersuchten den Darm von Hunden, die mit S. fusiformis-Zysten aus dem Oesophagus des Wasserbüffels (Bubalus bubalis) infiziert worden waren. Die Lage der Parasiten war subepithelial in Jejunum und Ileum. Mikrogamonten und Oozysten mit Sporoblastenbildung sahen sie 3 Tage p. i., 2 Tage später waren die Oozysten vollständig sporuliert. Bis 25 Tage p. i. wurden alle Oozystenstadien beobachtet.
DISSANAIKE und KAN (1978) beschreiben eine zweite Sarkosporidienart mit dem Hund-Wasserbüffel-Zyklus und bezeichnen sie mit S. levinei. Zweikernige Oozystenstadien und sporulierte Oozysten liegen in der Lamina propria direkt neben dem Epithel.
MUNDAY, BARKER und RICKARD (1975) fanden S. ovicanis subepithelial in der Lamina propria in der oberen Hälfte der Darmzotten des vorderen Drittels des Dünndarms. Schon ab 1 Tag p. i. waren Makrogamonten zu sehen; sie hatten einen basophilen Kern, PAS-

positive Granula und an der Peripherie Vakuolen. Ab 4. Tag p. i. konnten Oozysten diagnostiziert werden. Diese waren mit einem vakuolären Zytoplasma, einem Kern, einer eosinophilen Hülle und eosinophilen Polkappen ausgestattet. Am 7. Tag p. i. sporulierten sie.
Ein Schaf-Fuchs-Zyklus wurde von ASHFORD (1977) beobachtet. Hier entwickelt sich der Parasit im vorderen Drittel des Dünndarms zwischen Epithelbasis und Muskelschicht der Villi. Über die geschlechtliche Entwicklung von S. suicanis liegen bisher keine eingehenden Untersuchungen vor. ERBER (1977) macht Angaben über die Präpatenz (9 - 12 Tage) und die Patenz (länger als 60 Tage). Die Oozystengröße liegt bei 16,5 x 11,5 µm. Die Sporozyste ist 12,7 $\pm$ 0,5 x 10,1 $\pm$ 0,3 µm groß. Als Endwirt kommen neben dem Hund auch Fuchs und Wolf in Frage. Als Zwischenwirt wird auch das Schwarzwild beschrieben (ERBER und BOCH, 1976).

ROMMEL und HEYDORN (1972) haben Untersuchungen über die Infektionsmöglichkeit des Menschen mit S. bovihominis und S. suihominis durchgeführt. Bei S. bovihominis ergab sich eine Präpatenzzeit von 9 Tagen. Die Sporozysten wurden länger als 40 Tage ausgeschieden. Für S. suihominis betrug die Präpatenz 10 - 13 Tage und die Patenzzeit war länger als 30 Tage, nach HEYDORN (1977) 9 - 10 Tage bzw. mehr als 36 Tage. Die Oozysten sind 13,4 $\pm$ 0,6 x 19,4 $\pm$ 0,5 µm, die Sporozysten 13,5 $\pm$ 0,5 x 10,1 $\pm$ 0,8 µm groß.

Schließlich soll noch eine Sarkosporidienart, die ein Reptil als Endwirt hat, beschrieben werden. ZAMAN und COLLEY (1975) untersuchten S. orientalis, heute als S. singaporensis benannt (ZAMAN und COLLEY, 1976). Zwischenwirt ist die Ratte

(Rattus norvegicus), Endwirt ist die malaysische Python (Python reticularis). Die geschlechtliche Entwicklung findet in den Epithelzellen des Dünndarms, vornehmlich aber im Duodenum der Schlange statt. Mikro- und Makrogamonten, Mikrogameten mit 2 Geißeln und Oozysten mit einer 5-schichtigen Wand werden licht- und elektronenmikroskopisch dargestellt. BREHM (1979) beschreibt Einzelheiten der Gamogonie dieser Art. 45 Stunden p. i. finden sich Zystozoiten in den Epithelzellen von Duodenum und vorderem Drittel des Jejunum. Nach 90 Stunden p. i. war die Gamogonie abgeschlossen; Oozysten lagen basal der Epithelzellkerne. 4 Tage p. i. beobachtete sie Polkappen an beiden Polen der Oozyste und Sporoblastenbildung. Am 8. Tag p. i. waren die Oozysten sporuliert. Die Präpatenz betrug 8 - 21 Tage.

III. Eigene Untersuchungen

A. Material und Methoden

Das Infektionsmaterial gewann ich aus einem Ferkel, das 76 Tage zuvor mit 200 000 Sarcocystis-suicanis-Sporozysten aus dem Hundekot über das Futter oral infiziert worden war. Die Untersuchung des Muskelfleisches mit der Trypsinverdauungsmethode hatte einen massenhaften Parasitenbefall ergeben.

Als Versuchstiere dienten 10 Beagles unterschiedlichen Alters und Geschlechts. Sie wurden einzeln gehalten und erhielten als Futter Pellets, Milch und Wasser ad libidum. Drei Wochen vor Versuchsbeginn und während des Versuchs wurde regelmäßig einmal täglich eine Kotuntersuchung nach der $ZnCl_2$-NaCl-Flotationsmethode vorgenommen. Bis Versuchsbeginn waren die Hunde bei jeder Untersuchung kokzidienfrei. 9 Tiere bekamen einmal 800 g gehacktes und feingeschnittenes, zystenhaltiges Muskelfleisch verfüttert. Ein Hund diente als Kontrolltier; er wurde während der ganzen Versuchsdauer herkömmlich gehalten und mit Versuchsende getötet.

Die infizierten Hunde schläferte ich 12, 24, 36, 48, 72 Stunden, 6, 9, 31 bzw. 51 Tage post infectionem mit einer Überdosis Pentobarbital-Natrium ein.

Der gesamte Darmtrakt wurde sofort entnommen, Mukosaabstriche von Duodenum, Jejunum, Ileum, Caecum, Colon und Rectum angefertigt und der Inhalt der einzelnen Darmabschnitte nach Anreicherung der Parasiten mit der $ZnCl_2$-NaCl-Flotationsmethode untersucht.

Je einen kleinen Teil des Abstrichmaterials verwendete ich für Nativpräparate und für nach Giemsa gefärbte Ausstriche.

Vor Beginn der elektronenmikroskopischen Präparation beschallte ich die Darmproben mit einem "Sonifer B 12" Ultraschallgerät (Fa. Branson Sonic Power Company, Danburg, Connecticut, USA) 1/4 bis 8 Minuten lang mit einer Intensität bei Schalterstellung 2 oder 3 am Regler. Sowohl das beschallte, als auch das unbeschallte Material wurde für die Elektronenmikroskopie mit 2,5 %igem Glutaraldehyd in 0,1 M Cacodylatpuffer (pH 7,2) bei 4° C für 4 Stunden fixiert. Nach viermaligem Waschen in Cacodylatpuffer erfolgte ein Nachfixieren in 1 %igem Osmiumtetroxid über 1 Stunde bei 4 ° C. Anschließend an ein erneutes Auswaschen in Puffer wurden die Proben in einer aufsteigenden Alkoholreihe entwässert. Begonnen wurde mit 50 %igem Äthanol für 15 Min. bei 4 ° C. In der 70 %igen Stufe wurde gleichzeitig 30 Min. bei 4 ° C mit 1 %igem Uranylacetat und 1 %iger Phosphorwolframsäure zwischenkontrastiert. Die 90 %ige Stufe wurde für 30 Min. bei 4 ° C durchgeführt. Die Entwässerung in absolutem Äthanol erfolgte zweimal je 30 Min. lang bei Raumtemperatur. Propylenoxid wurde zweimal 15 Min. als Intermedium verwendet. Als Einbettungsmittel diente Epon 812, das zusammen mit den Proben für 1 Std. bei Zimmertemperatur zuerst mit Propylenoxid im Verhältnis 1 : 1 gemischt wurde. Nach zweimaligem Belassen für je 1 Stunde in reinem Epon erfolgte die Einbettung des Materials in Gelatinekapseln mit unverdünntem Epon. Die Polymerisation lief während 48 Stunden bei 60 ° C im Brutschrank ab.
1 bis 2 µm starke Semidünnschnitte, die mit Methylenblau und Safranin O gefärbt wurden, und etwa 50 nm dicke Ultradünnschnitte fertigte ich auf einem Porter-Blum Mikrotom und auf einem Ultrotom III (LKB) an. Die dazu benötigten Glasmesser wurden mit einem knife-maker (LKB) hergestellt.

Die SemidÜnnschnitte untersuchte ich im Lichtmikroskop auf parasitäre Stadien. Die UltradÜnnschnitte wurden auf Formvar - befilmte Kupfernetzchen (Durchmesser 2,3 mm, 200 Mesh.) überführt und sodann mit Uranylacetat und Bleicitrat (REYNOLDS, 1963) nachkontrastiert. Die elektronenmikroskopischen Bilder wurden mit einem Siemens Elmiskop 101, die lichtmikroskopischen mit einem Leitz-Photomikroskop aufgenommen.

B. Ergebnisse

1. Lichtmikroskopische Ergebnisse

Anhand von Kotuntersuchungen ließ sich für Sarcocystis suicanis eine Präpatenz von 9 - 14 Tagen ermitteln. Der am 51. Tag p. i. getötete Hund schied noch Sporozysten aus (Patenz).

Die Untersuchung des gesamten Darminhalts bei den nach 12, 24, 36, 48, 72 Stunden bzw. nach 6 Tagen p. i. getöteten Tieren verlief negativ. Erst ab dem 9. Tag konnten im Inhalt von Jejunum und Colon Sporozysten festgestellt werden.

Der nichtinfizierte Kontrollhund schied während der gesamten Versuchsdauer keine Sporozysten aus. Die Nativ- und Giemsapräparate waren ebenso wie die Semidünnschnitte negativ.

Die lichtmikroskopischen Untersuchungen der Nativ- und Giemsapräparate der einzelnen Darmabschnitte lassen Angaben zur Lage der Parasiten zu. Die Entwicklungsstadien von Sarcocystis suicanis finden sich im gesamten Duodenum und Jejunum. In den ersten zwei Dritteln des Jejunum treten sie jedoch gehäuft auf (Tab. 1). Die Untersuchung des Ileum, Caecum und Colon verlief negativ.

Tabelle 1

Vorkommen von Sarcocystis suicanis in den einzelnen Darmabschnitten des Hundes

Stunden u.Tage p. i.	Duodenum	Jejunum 1. Drittel	Jejunum 2. Drittel	Jejunum 3. Drittel	Ileum	Caecum	Colon
12 h	+	+	++	+	-	-	-
24 h	+	++	++++	+	-	-	-
36 h	+	+++	+++	++	-	-	-
48 h	++	+++	+++	+++	-	-	-
72 h	+	+++	++++	+	-	-	-
6 T	+	++	+++	+	-	-	-
9 T	+	++	++++	+	-	-	-
31 T	+	+++	+++	+	-	-	-
51 T	+	+	+	+	-	-	-
Kontr.	-	-	-	-	-	-	-

+ vereinzelter, ++ gering-, +++ mittel-, ++++ hochgradiger Befall

Verzeichnis der verwendeten Abkürzungen

BK	Blutkapillare
BMT	Basalkörper-Mikrotubuli
CR	Conoidrest
DZ	Dünndarmzotte
E	Erythrozyt
HCN	Wirtszellkern
IL	Innere Schicht der Sporozystenwand
IM	Innerer Membrankomplex
IMPV	Innere Membran der parasitophoren Vakuole
MAG	Makrogamont
MI	Mitochondrium
MIG	Mikrogamont
MN	Mikronemen
MP	Mikropore
MV	Mikrovilli
N	Nukleus
OL	Äußere Schicht der Sporozystenwand
OM	Äußere Membran
OMPV	Äußere Membran der parasitophoren Vakuole
PE	Pellikula
PR	Polring
PV	Parasitophore Vakuole

RH	Rhoptrien
S	Sporozoit
SMT	Subpellikuläre Mikrotubuli
SP	Sporozyste
SPO	Sporulierte Oozyste
SPW	Sporozystenwand
VS	Verbindungsstück der inneren Schicht der Sporozystenwand

Aus Nativ- und Giemsapräparaten sowie aus Semidünnschnitten geht hervor, daß sich alle Entwicklungsstadien von S. suicanis in der Lamina propria der Tunica mucosa im oberen Drittel der einzelnen Darmzotten befinden. Auffallend oft sitzen die Parasiten in unmittelbarer Nachbarschaft eines Blutgefäßes (Abb. 1 und 2).

Freie Zystozoiten (Merozoiten) ließen sich 12 Stunden p. i. im Giemsapräparat nachweisen. Sie sind durchschnittlich 14,1 x 3,6 µm groß und bananenförmig (Abb. 3).

Stadien der geschlechtlichen Entwicklung treten 12 - 24 Stunden p. i. am häufigsten auf, finden sich jedoch auch noch bis zu 72 Stunden p. i.
Ein Makrogamont ist rund bis ovoid, mißt 9,0 x 7,2 µm und ist deutlich durch einen hellen Hof von der Umgebung abgesetzt. Im blauen Zytoplasma liegen kleine rote Granula verstreut, mehrere rote Granula lagern sich zu einem kompakten Körper zusammen (Abb. 4).

Ebenfalls 12 - 24 Stunden p. i. werden den Makrogamonten ähnliche Zellen gefunden. Sie unterscheiden sich allerdings durch eine an einem Pol angelagerte, rot angefärbte Kappe, die noch innerhalb des hellen Hofes liegt. Die Gesamtgröße beträgt 10,9 x 7,2 µm. Wie aus den später zu beschreibenden elektronenmikroskopischen Aufnahmen hervorgeht, handelt es sich um Makro- und Mikrogamont in Syzygie (Abb. 5).

Abb. 1 und 2: Topographie von Sarcocystis suicanis im Dünndarm des Hundes

Abb. 1: Dünndarmzotte mit sporulierten Oozysten und einer Sporozyste in der Nachbarschaft von Blutkapillaren, 9 Tage p. i.
Mukosaabstrich, Nativpräparat

Abb. 2: Dünndarmzotte mit Makrogamont in unmittelbarer Nähe von Blutkapillaren, 24 Stunden p. i.
Semidünnschnitt

SP
BK
SPO
DZ
1
20 µm

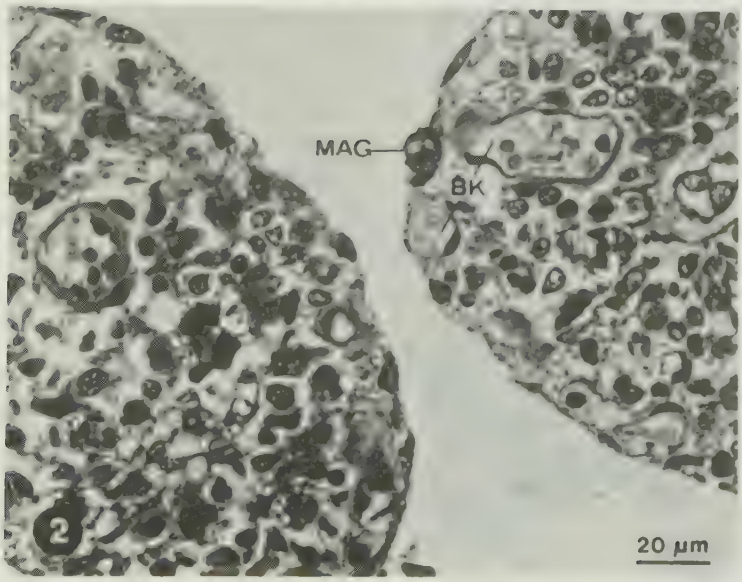

MAG
BK
2
20 µm

Abb. 3 - 5:
Gamogonie von Sarcocystis suicanis
(Mukosaabstrich, Giemsafärbung,
Meßbalken entspricht 10 µm)

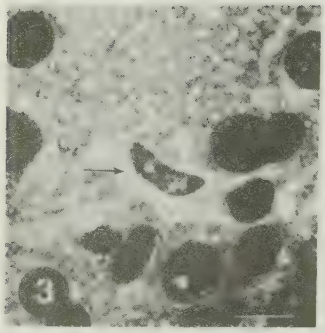


Abb. 3:
Zystozoit von S. suicanis
12 h p. i.

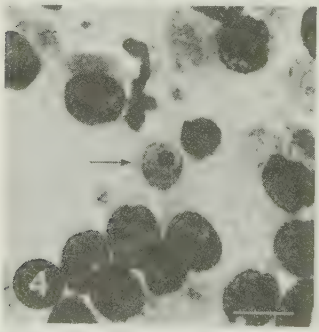


Abb. 4:
Makrogamont von S. suicanis
12 h p. i.

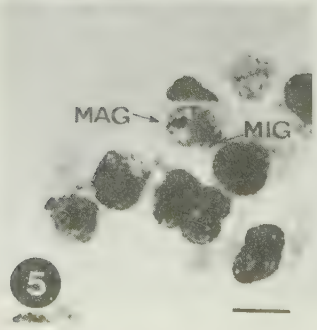


Abb. 5:
Makro- und Mikrogamont von
S. suicanis in Syzygie
12 h p. i.

Eindeutig als Oozysten anzusprechende Formen fanden sich 6 Tage p. i. Da sich Oozysten im Giemsapräparat nicht anfärben lassen und deshalb schlecht darzustellen sind, werden die folgenden Stadien anhand von Nativpräparaten beschrieben. Unsporulierte Oozysten (Abb. 6) sind etwa 19,1 x 15,4 µm groß, haben eine lichtbrechende Hülle und sind mit grobgranuliertem Zytoplasma ausgefüllt.
Ebenfalls bei dem am 6. Tag p. i. getöteten Tier ist eine Sporoblastenbildung erkennbar. Zuerst wird eine Abschnürung des Zytoplasmas (Abb. 7) in 2 Teile sichtbar. Dieses Stadium mißt 15,4 x 13,6 µm. Später werden innerhalb der Oozystenwand 2 unsporulierte Sporoblasten deutlich (Abb. 8). Jeder Sporoblast besitzt eine eigene Hülle, hat an beiden Polen eine kappenartige Verdichtungszone, enthält granuliertes Zytoplasma und ist durchschnittlich 16,3 x 13,6 µm groß.
Sporulierte Oozysten (Abb. 9) mit einer Größe von 18,1 x 13,6 µm sind noch am gleichen Tag zu finden. Die Oozystenwand ist klar dargestellt und umgibt die nun voll sporulierten Sporozysten.
9 Tage p. i. treten Sporozysten (13,6 x 9,1 µm) gehäuft auf (Abb. 10). Sie enthalten 4 bananenförmige Sporozoiten und einen kompakten granulierten Restkörper, der einen Durchmesser von ca. 5,4 µm aufweist.
Daneben kommen alle genannten Oozystenstadien vor.
31 und 51 Tage p. i. lassen sich nur noch sporulierte Oozysten und Sporozysten feststellen.
Einen Überblick über das Auftreten der einzelnen Entwicklungsstadien von S. suicanis gibt Tabelle 2.

Abb. 6 - 10: Sporogonie von Sarcocystis suicanis
(Mukosaabstrich, Nativpräparat,
Meßbalken entspricht 10 µm)

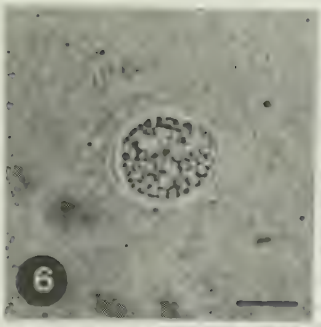
Abb. 6: Unsporulierte Oozyste von S. suicanis
6 Tage p. i.

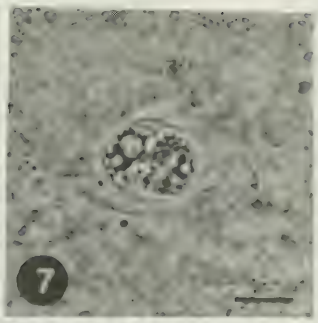
Abb. 7: Beginnende Sporoblastenbildung von S. suicanis
6 Tage p. i.

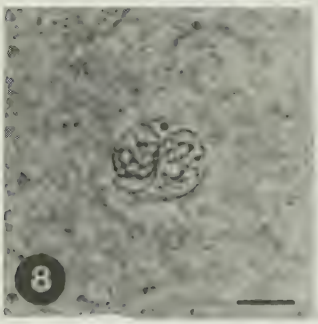
Abb. 8: Beendete Sporoblastenbildung von S. suicanis
6 Tage p. i.

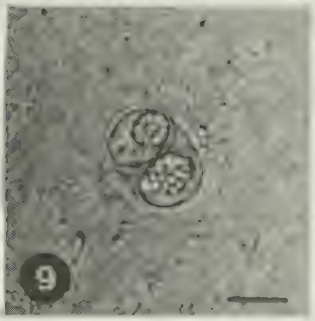
Abb. 9: Sporulierte Oozyste von S. suicanis
6 Tage p. i.

Abb.10: Sporozysten von S. suicanis
9 Tage p. i.


6


7


8


9

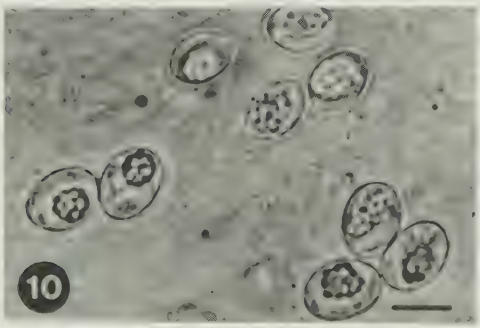

10

Tabelle 2

Entwicklungsstadien von Sarcocystis suicanis im Dünndarm des Hundes

Stunden und Tage p. i.	Zystozoiten	Gamonten	unsporulierte Oozysten	sporulierte Oozysten	Sporozysten
12 h	+	+	-	-	-
24 h	-	+	-	-	-
36 h	-	+	-	-	-
48 h	-	+	-	-	-
72 h	-	+	-	-	-
6 T	-	-	+	+	-
9 T	-	-	+	+	+
31 T	-	-	-	+	+
51 T	-	-	-	+	+
Kontr.	-	-	-	-	-

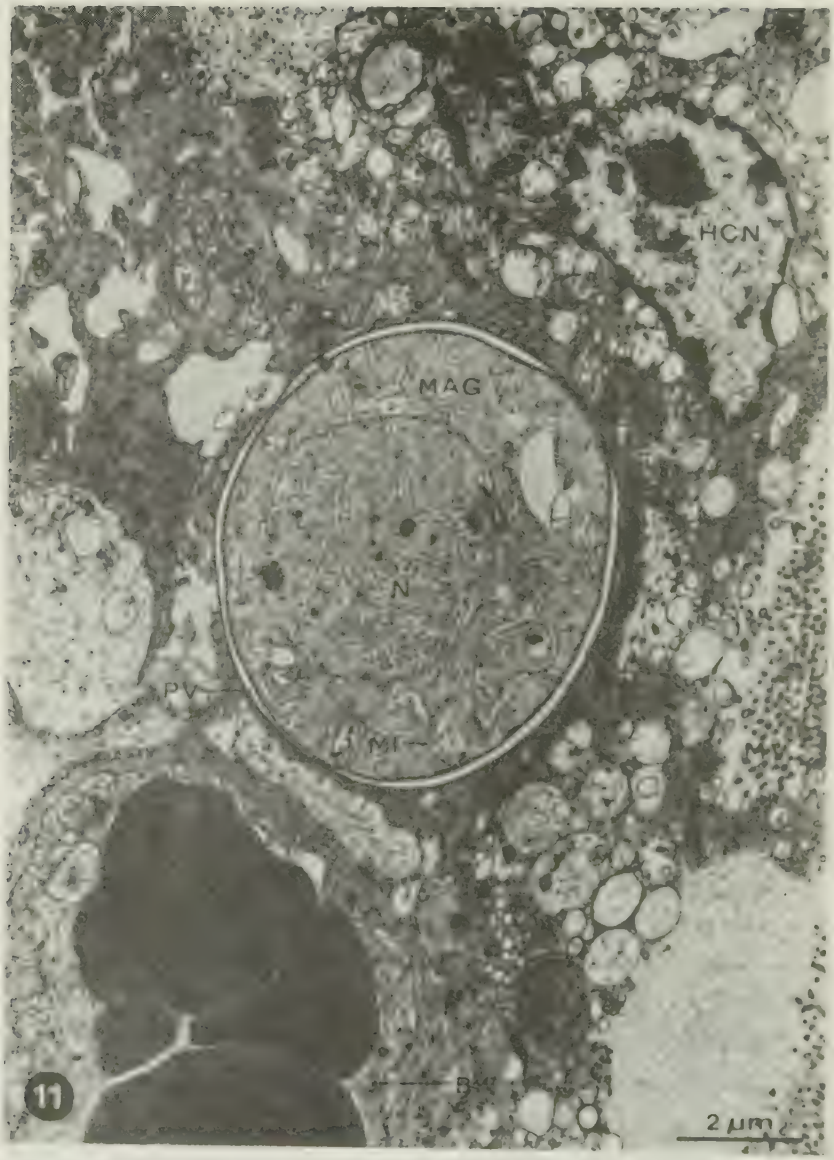
2. Elektronenmikroskopische Untersuchungen

Die ersten parasitären Stadien von S. suicanis ließen sich in Ultradünnschnitten 12 Stunden p. i. nachweisen. Dabei handelte es sich ausschließlich um Geschlechtsformen. Extrazelluläre Zystozoiten konnten nur im Giemsapräparat gefunden werden. Makrogamonten und Syzygiestadien waren hauptsächlich 12 - 24 Stunden p. i. zu beobachten.

a) Makrogamont (MAG)

Der in der Lamina propria des Dünndarms parasitierende Makrogamont (Abb. 11 und 12) ist rund bis ovoid und hat eine Größe von ca. 7,5 x 6,2 µm. Er liegt innerhalb einer von der Wirtszelle gebildeten parasitophoren Vakuole (PV), die von einer 10 nm dicken, stark osmiophilen, dem Wirtszellzytoplasma zugewandten Membran und einem darunterliegenden Blatt mit einer Dicke von 15 nm begrenzt wird. Wie bereits lichtmikroskopisch beobachtet, befinden sich der Makrogamont sowie alle anderen Stadien in unmittelbarer Nähe einer Blutkapillare (Abb. 11).

Der Makrogamont hat einen aus 3 Membranen bestehenden Pellikula-Komplex (Abb. 13). Dieser setzt sich aus 3 etwa gleich starken Membranen zusammen, wobei zwischen ihnen jeweils eine 15 - 25 nm dicke Schicht zu sehen ist. Das innere Blatt (IM) stellt sich als Relikt des ehemaligen Merozoiten mehrfach unterbrochen dar. Weitere Membranreste aus der ehemaligen Conoidregion des Zystozoiten (Merozoiten) werden an einem Pol im peripheren Zytoplasma sichtbar. An einer anderen Stelle im Zytoplasma findet sich eine von einer Elementarmembran begrenzte Vakuole mit feingranulierter Innen-

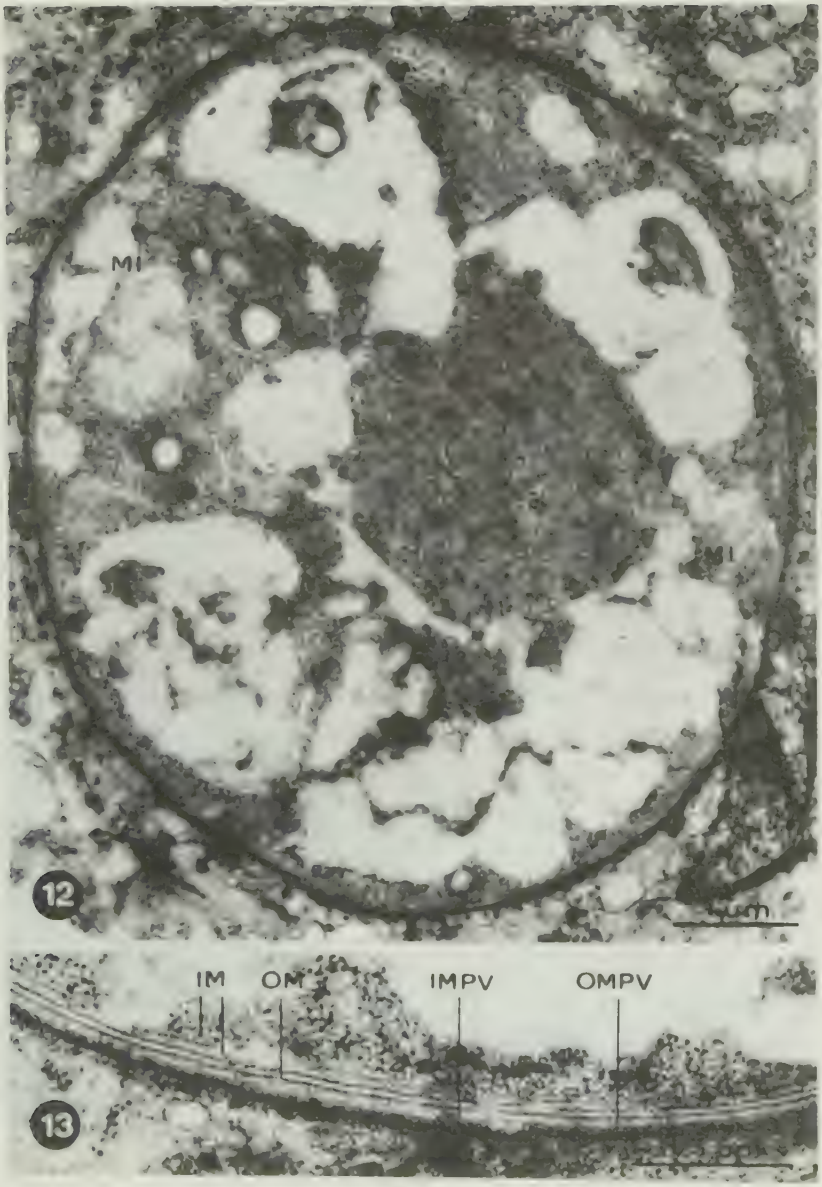

HCN
MAG
N
PV
MI
BM
11
2 µm

struktur, die zum Zentrum hin eine in sich geschlossene, kreisförmige Doppelmembran aufweist. Hierbei handelt es sich um einen Querschnitt einer Mikropore, die der Nahrungsaufnahme des Parasiten dient.
Ein anderes Charakteristikum des Makrogamonten ist der zentralgelegene Kern (N), der mit einer mit Kernporen ausgestatteten, doppelten Kernmembran versehen ist. Innerhalb des Kerns zeigen sich zahlreiche Heterochromatinanhäufungen. Im Zytoplasma tritt vereinzelt endoplasmatisches Retikulum auf. Viele Mitochondrienanschnitte (MI) vom tubulären Typ liegen bevorzugt peripher im Makrogamonten.

Abb. 11:
Makrogamont von S. suicanis mit umgebendem Wirtszellgewebe
24 h p. i.

Abb. 12:
Makrogamont von S. suicanis
12 h p. i.

Abb. 13:
Makrogamont von S. suicanis
Pellikula-Komplex
12 h p. i.


MI
MI
12
IM
OM
IMPV
OMPV
13

b) Mikrogamont (MIG)

Der sich aus den Zystozoiten (Merozoiten) durch Transformation entwickelnde Makrogamont liegt zunächst allein in einer Wirtszelle. Ein in die gleiche Wirtszelle gelangender Merozoit dringt vermutlich aktiv durch die äußere Membran der bereits bestehenden parasitophoren Vakuole und bleibt zwischen äußerem und inneren Blatt liegen. Dort differenziert er sich zu einem männlich determinierten Mikrogamonten unter Verlust des für die Merozoiten charakteristischen Apikalkomplexes.
Der linsenförmige Mikrogamont ist 2,4 x 1,0 µm groß (Abb. 14). Seine Pellikula (PE) wird von einer Elementarmembran dargestellt. Als kennzeichnende Strukturen für einen Mikrogamonten, der befähigt ist Mikrogameten auszubilden, fallen am vorderen und hinteren Pol viele runde bzw. zylinderförmige Strukturen mit einem Durchmesser von 20 - 25 nm auf. Vermutlich handelt es sich hier um horizontal bis diagonal angeschnittene Mikrotubuli (BMT) der Mikrogametenbasalkörper. Als weiterer Zellbestandteil kann ein Mitochondrium (MI) vom tubulären Typ ermittelt werden. Die im Zytoplasma liegenden und mit osmiophilen Grana versehenen Zonen stellen möglicherweise durch präparative Unzulänglichkeit undeutlich dargestellte Fragmente eines in Teilung befindlichen Kernes dar.

Abb. 14:
Mikrogamont von S. suicanis
12 h p. i.

BMT
MI
PE
MAQ
BMT
OMPV
IMPV
14

c) Syzygiebildung

Wie bereits erwähnt, können Makro- und Mikrogamont gemeinsam in einer Wirtszelle lagern, wobei sie sich innerhalb einer gemeinsamen parasitophoren Vakuole befinden und lediglich durch das innere Blatt (IMPV) derselben voneinander getrennt sind (Abb. 15 und 16).

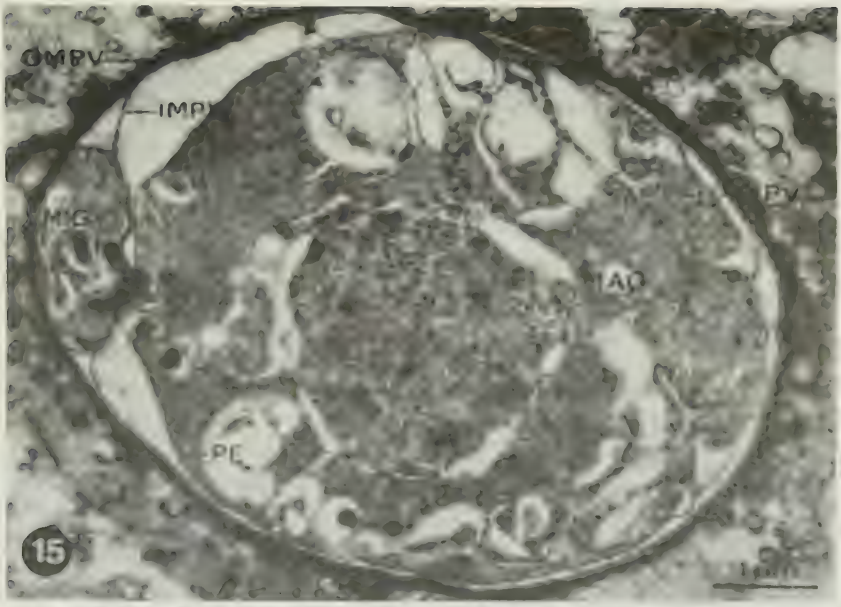
Der Mikrogamont liegt über einem Pol des Makrogamonten. Er wurde bei diesen Untersuchungen nie in freier Form gefunden, sondern war immer nur in Syzygie mit einem Makrogamonten anzutreffen.

Der in Syzygie befindliche Makrogamont unterscheidet sich morphologisch nicht von den solitären. Lediglich an dem Pol, der dem Mikrogamonten benachbart ist, findet eine Abplattung statt. Um diesen abgeflachten Pol ist die parasitophore Vakuole stark erweitert.

Die nach der Syzygiebildung auftretende Differenzierung der männlichen Geschlechtszellen (Mikrogameten), der Vorgang der Befruchtung sowie die OozystenhÜllbildung wurde in der vorliegenden Arbeit nicht untersucht.

Abb. 15 und 16:

Makro- und Mikrogamont von S. suicanis in Syzygie
12 h p. i., Serienschnitt


OMPV
IMPV
MIG
PV
AO
PE
15

MI
16

d) Sporozyste (SP) und Sporozoit (S)

Die ultrastrukturelle Darstellung der Sporozyste von S. suicanis im Hund - das Endprodukt der geschlechtlichen Entwicklung - ist ein weiteres Ziel dieser Untersuchungen. Die Sporozyste ist von ovoider Gestalt. Ihre Hülle (SPW) ist der langen Ultraschallbehandlung (8 Minuten) zufolge an verschiedenen Stellen aufgebrochen (Abb. 17). Sie baut sich aus 2 Schichten auf. Die innere (IL) ist als 105 nm dicke osmiophile Substanz dargestellt und bildet in regelmäßigen Abständen homogene Verdickungen (220 nm), die kegelförmig nach außen gerichtet sind. Diese stellen die Verbindungsstücke (VS) der plattenähnlichen Teile der inneren Membran dar. Dabei handelt es sich um Bruchstellen in der Sporozystenhülle, die den späteren Austritt der Sporozoiten ermöglichen. Entlang den Konturen der inneren Membran verläuft eine dünnere (29 nm), stark osmiophile äußere Membran (OL). Sie überzieht nahtlos auch die Verbindungsstücke. Zwischen beiden osmiophilen Schichten findet sich eine helle Zone mit einer Breite von 25 nm. In etwa der Mitte dieser Schicht verläuft anscheinend eine weitere elektronendichte, sehr dünne Membran, deren Verlauf jedoch nicht deutlich verfolgt werden kann.

In der Sporozyste bilden sich 4 Sporozoiten. Ihre Feinstruktur (Abb. 17) zeigt eine Pellikula (PE), die aus 2 Membranen aufgebaut ist. Das äußere Blatt umgibt den Zoiten ohne Unterbrechung. Darunter, durch eine schmale elektronenlichte Schicht getrennt, befindet sich der etwas dickere innere Membrankomplex, der am apikalen Pol deutlich unterbrochen ist. Die Bruchenden sind verdickt und stellen den Polring (PR) dar.

Am apikalen Pol der Sporozoiten werden Rhoptrien (RH) und Mikronemen (MN), am hinteren Pol Mikronemen und tangential geschnittene subpellikuläre Mikrotubuli (SMT) gefunden. Der große Zellkern liegt in der Mitte der Zoiten. Ribosomen und endoplasmatisches Retikulum sind im gesamten Zytoplasma verstreut.

Die im Lichtmikroskop deutlich zu erkennenden Restkörper (Abb. 17, Einschub) konnten ultrastrukturell nicht ermittelt werden, da sie vermutlich bei der Behandlung mit Ultraschall zerstört oder deplaziert wurden.

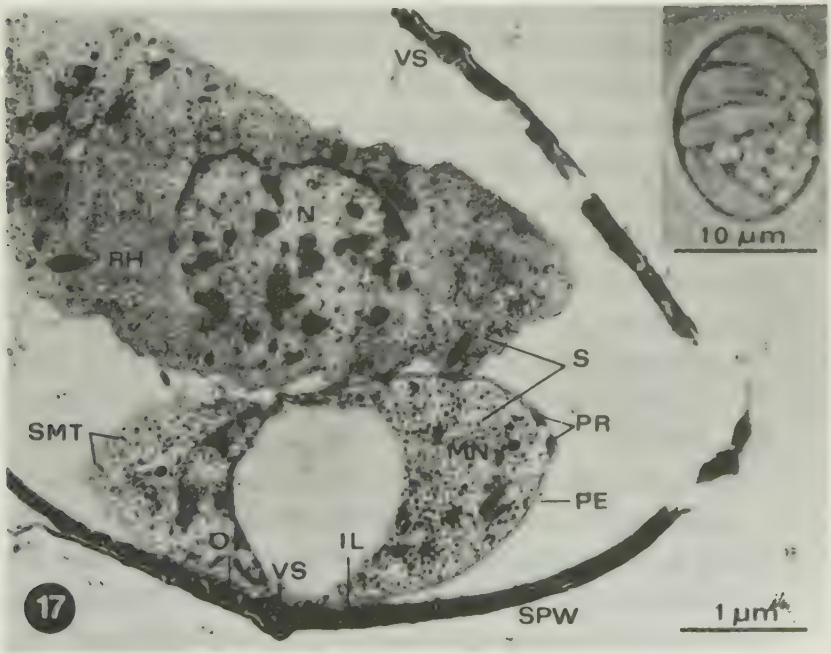


Abb. 17:

Sporozyste mit Sporozoiten von S. suicanis, 9 Tage p. i.

Einschub: Sporozyste mit 4 Sporozoiten und Restkörper (Nativpräparat)

IV. Besprechung der Ergebnisse

Im Rahmen der experimentellen Infektion von Hunden mit Sarcocystis suicanis ermittelte ich eine Präpatenz von 9 - 14 Tagen. Diese Beobachtung bestätigt die Angaben von ERBER (1977). Außerdem lassen die Untersuchungen die Aussage zu, daß die Patenz mindestens 51 Tage dauert. Übereinstimmend mit HEYDORN und ROMMEL (1972), die S. fusiformis der Katze untersuchten, ist zu sagen, daß die Sporulation aller Oozysten bereits während der Präpatenz stattfinden muß, da ich 6, 9, 31 und 51 Tage p. i.keine Gamonten nachweisen konnte und 9 Tage p. i. fast ausschließlich sporulierte Oozysten und Sporozysten vorkamen. Nach bisherigen Beobachtungen nimmt die Sporozystenausscheidung langsam zu, erreicht ihren Höhepunkt um den 20. Tag p. i. und nimmt dann allmählich wieder ab. Daß nicht alle Sporozysten gleichzeitig ausgeschieden werden, hängt sicherlich mit der Lage der Parasiten im Darm zusammen. So konnten bei der Überprüfung des Darminhalts bis zum 9. Tag p. i. keine Parasiten im Darmlumen festgestellt werden.

Der Sitz von S. suicanis war bei meinen Untersuchungen immer subepithelial in der Lamina propria von Duodenum und Jejunum. Dies beobachteten auch HEYDORN und ROMMEL (1972), FAYER (1974), MUNDAY und Mitarb. (1975), RUIZ und FRENKEL (1976) ASHFORD (1977), DISSANAIKE und KAN (1978) sowie SHEFFIELD und FAYER (1978) bei anderen Sarkosporidienarten. Lediglich SCHOLTYSECK und HILALI (1978) beobachteten S. fusiformis, ZAMAN und COLLEY (1975) und BREHM (1979) S. singaporensis auch in den Epithelzellen.
Diese unterschiedlichen Angaben zum Sitz der Parasiten liegen vermutlich an der Technik der Probengewinnung.

Für meine Untersuchungen und durch die meisten anderen Autoren wurden Mukosaabstriche angefertigt, wodurch es zur Lösung des natürlichen Verbundes von Epithelzellschicht und Lamina propria kam. Dagegen untersuchten SCHOLTYSECK und HILALI (1978) und BREHM (1979) ganze Darmwandstücke. Schließlich besteht die Möglichkeit, daß die unterschiedliche Position einiger Sarkosporidienarten speziestypisch ist. Den bevorzugten perivasculären Sitz beobachteten neben mir bisher lediglich SHEFFIELD und FAYER (1978) bei S. cruzi.

Die Entwicklung von S. suicanis im Endwirt beginnt mit der Aufnahme von zystenhaltigem Schweinefleisch durch den Hund. Im Magen-Darm-Trakt wird die Zystenwand angedaut, die infektionstüchtigen Zystozoiten werden frei und wandern in die Darmwand ein.
Bei meinen Untersuchungen konnten Zystozoiten im Giemsaausstrich lediglich 12 Stunden p. i. nachgewiesen werden. Auch HEYDORN und ROMMEL (1972) fanden 8 Stunden p. i., RUIZ und FRENKEL (1976) 9 - 12 Stunden p. i. Zystozoiten in der Darmwand. Später traten nur noch Gamogoniestadien auf und zwar gehäuft 12 - 24 Stunden. HEYDORN und ROMMEL (1972) beobachteten 1 - 3 Tage p. i. bei S. fusiformis Makrogamonten, RUIZ und FRENKEL (1976) bei S. muris 12 - 24 Stunden p. i. Makro- und Mikrogamonten, CHAUHAN und Mitarb. (1977) bei S. fusiformis 3 Tage p. i. und MUNDAY und Mitarb. (1975) bei S. ovicanis 1 - 4 Tage Makrogamonten. In heterologer Zellkultur entdeckte FAYER (1970 und 1972) bei S. sp. 6 - 30 Stunden Makro- und Mikrogamonten bzw. -gameten. MEHLHORN und HEYDORN (1979) konnten bei S. suihominis in homologer Zellkultur 12 Stunden p. i.

Makro- und Mikrogamonten differenzieren. Bei ihnen war 18 - 22 Stunden p. i. die Gamogonie vollständig abgeschlossen. Die Gamogonie der zystenbildenden Kokzidien läuft nach bisherigen Erkenntnissen in Form einer Gametogamie ab. Lichtmikroskopisch konnte ich bei S. suicanis keine begeißelten Mikrogameten feststellen. Dagegen sah ich, daß Makrogamonten und ihnen dicht angelagerte Mikrogamonten von einer gemeinsamen parasitophoren Vakuole umgeben sind. Ähnliches beobachtete bereits NABIH (1938) bei Klossia loosi, einem Adeleid. Diese Aneinanderlagerung von Makro- und Mikrogamont wird als Syzygie bezeichnet. Daraus ergibt sich auch für S. suicanis die Möglichkeit einer geschlechtlichen Entwicklung durch Gamontogamie. Dieser Begriff ist nach GRELL (1968) mit Syzygie gleichzusetzen.

Das sicher als Oozyste anzusprechende Parasitenstadium konnte erstmals 6 Tage p. i. gefunden werden. Die Oozysten waren noch unsporuliert. RUIZ und FRENKEL (1976) diagnostizierten für S. muris 2 Tage p. i., MUNDAY und Mitarb. (1975) für S. ovicanis 4 Tage p. i. und FAYER (1974) für S. fusiformis 8 Tage p. i. junge Oozysten. Aus diesen Zeitangaben kann man sehen, daß die Oozystenbildung schon sehr früh, aber auch verzögert ablaufen kann. Dies mag einmal an der Reaktionslage des Wirtes liegen, kann aber auch Parasitenspezies-typisch sein.
Die Sporulation der Oozysten war 6 - 9 Tage zu beobachten. RUIZ und FRENKEL (1976) geben 6 Tage, MUNDAY und Mitarb. (1975) 7 - 17 Tage und MEHLHORN und SCHOLTYSECK (1974) 9 Tage p. i. an. Da bei den am 31. und 51. Tag p. i. getöteten Versuchshunden nur noch sporulierte Oozysten und Sporozysten in der Mukosa zu finden waren, kann man in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der oben erwähnten Autoren schließen, daß die Sporulation von Sarkosporidien innerhalb der Präpatenzzeit abgeschlossen sein muß.
Die elektronenoptischen Befunde bestätigen diese lichtmikrosko-

pischen Ergebnisse und erbrachten insbesondere Einzelheiten der vorliegenden Gamontogamie bei S. suicanis.

Bei den 12 - 24 Stunden p. i. am häufigsten gefundenen Parasitenstadien handelt es sich um Makrogamonten. Der sich aus den Zystozoiten (Merozoiten) transformierende Makrogamont verfügt über einen Pellikula-Komplex aus 3 Membranen, wobei die innere unterbrochen ist. SCHOLTYSECK und HILALI (1978) beobachteten erstmals bei Sarkosporidien im reifen Makrogamonten von S. fusiformis eine 3-membranige Pellikula, während VETTERLING und Mitarb. (1973) bei S. sp. sowie MEHLHORN und HEYDORN (1979) bei S. suihominis nur 2 Membranen beschreiben. Nach SCHOLTYSECK, MEHLHORN und HAMMOND (1971) leitet sich die Makrogamontenpellikula von jener der motilen Merozoiten her. Die typische Sporozoen-Pellikula besteht aus einer äußeren Membran und einem inneren, aus 2 Elementarmembranen aufgebauten Membrankomplex. Diese 3 Membranen werden u. a. auch bei Toxoplasma gondii von SCHOLTYSECK und Mitarb. (1971), bei Klossia helicina von FLEISCHMANN (1977) und bei Eimeria ferrisi von CHOBOTAR und Mitarb. (1975) beschrieben. Anscheinend treten im Laufe der Differenzierung der verschiedenen Kokzidienmakrogamonten Veränderungen am inneren Membrankomplex auf. Nur so lassen sich die unterschiedlichen Membranverhältnisse erklären. So haben z. B. Eimeria nieschulzi (COLLEY, 1967) nur 1, Eimeria bovis (SCHOLTYSECK und Mitarb., 1966) 2 begrenzende Membranen. Bei Eimeria tenella (SCHOLTYSECK und Mitarb., 1969) ist die äußere Membran vollständig und nur von osmiophilen Schollen, die den Rest der inneren darstellen, unterlegt. Als Membranrelikte des ehemaligen Apikalkomplexes des Merozoiten sind die bei S. suicanis von mir beschriebenen Membranbruchstücke zu werten. Bei Toxoplasma gondii (FERGUSON und Mitarb.,1975) und Klossia helicina (FLEISCHMANN, 1977) ist

im Makrogamonten ein deutliches Conoid erkennbar. CHOBOTAR und Mitarb. (1975) beschreiben im Makrogamonten von Eimeria ferrisi Mikronemen. Alle diese Organellen stammen aus den Merozoiten und erfahren im Laufe der geschlechtlichen Differenzierung eine Reduktion.

Eine Mikropore, als pellikuläres Organell, konnte bei S. suicanis nur einmal im Querschnitt angetroffen werden. Das bedeutet, daß die Schnittebene des Makrogamonten sehr oberflächlich gelegen haben muß. Eine genaue Anzahl der Mikroporen konnte nicht ermittelt werden. Bei den meisten Kokzidiengamonten werden immer mehrere Mikroporen angetroffen. Sie haben die Funktion eines Zytostoms und dienen der Nahrungsaufnahme des Parasiten (SENAUD und Mitarb., 1976).

Auch der Makrogamont von S. suicanis zeigt den für alle weiblichen Kokzidiengamonten typischen großen Kern. Allerdings konnte bei meinen Untersuchungen kein Nukleolus dargestellt werden. Die Anwesenheit eines solchen deutet auf eine erhöhte Syntheseleistung der Zelle hin. Sein Fehlen liegt entweder an dem hohen Reifegrad des Makrogamonten oder aber auch an der Schnittebene.

Die periphere Lage der für die Kokzidien charakteristischen tubulären Mitochondrien läßt vermuten, daß es sich ähnlich wie bei Eimeria maxima (MEHLHORN, 1971), Klossia helicina (FLEISCHMANN, 1977) und Adelina tribolii(ŽIŽKA, 1969) nicht um zahlreiche einzelne Mitochondrien handelt, sondern um ein ganzes Mitochondriensystem, das durch viele Anschnitte dargestellt wird. S. suicanis wäre dann ein weiteres Kokzid, das dieses Phänomen zeigt.

Hüllbildungskörper (WFB I und II), wie sie bei den Makrogameten aller Eimerienarten, bei Toxoplasma gondii als auch bei S. sp. (VETTERLING u. Mitarb., 1973) und S. singaporensis (ZAMAN und COLLEY, 1975) als dichte Granula (WFB I) und bei S. fusi-

formis (SCHOLTYSECK und HILALI, 1978) anzutreffen sind, treten bei S. suicanis nicht auf.
Ebenfalls können keine "grauen Körper" wie bei K. helicina und keine multivesiculären Körper wie bei A. tribolii gefunden werden.
Wie die Oozystenwandbildung bei S. suicanis abläuft, muß weiteren Untersuchungen überlassen werden.
Polysaccharid- und Lipidgranula, wie sie für alle Kokzidiengamonten und -oozysten typisch sind, wurden ebenfalls nicht beobachtet. Dies ist wahrscheinlich auf die Präparationstechnik zurückzuführen. Reservestoffe sind sicher auch bei S. suicanis zu erwarten, konnten jedoch nicht dargestellt werden.

Die Mikrogamogonie von S. suicanis verhält sich etwas anders als bisher bei den Kokzidien bekannt.
In meinem Fall war es nie möglich,freie Mikrogamonten zu diagnostizieren. Sie befanden sich immer in Syzygie mit einem Makrogamonten. Bei Eimerien, z. B. E. brunetti (FERGUSON und Mitarb., 1977), Toxoplasma gondii (FERGUSON und Mitarb.,1974) und bei den bisher ultrastrukturell untersuchten Sarkosporidien (VETTERLING und Mitarb., 1973; ZAMAN und COLLEY, 1975; SCHOLTYSECK und HILALI, 1978; MEHLHORN und HEYDORN, 1979) verläuft die Gametogamie in 2 Phasen. Einer Wachstumsphase des nur in einer parasitophoren Vakuole liegenden Mikrogamonten mit mitotischen Kernteilungen schließt sich eine Differenzierungsphase mit Ausbildung der begeißelten Mikrogameten an (SCHOLTYSECK und Mitarb., 1972).
Der Mikrogamont von S. suicanis wird von nur einer Elementarmembran umgeben. Dies trifft auch für T. gondii und die meisten Eimeriiden zu (SCHOLTYSECK und Mitarb., 1972). Im Gegensatz dazu findet sich bei S. sp.- und bei S. fusiformis-Mikrogamonten (VETTERLING und Mitarb., 1973; SCHOLTYSECK

und HILALI, 1978) die typische Sporozoen-Pellikula.
Als Charakteristikum des Mikrogamonten von S. suicanis sind die Basalkörper, deren Mikrotubuli quer bis horizontal geschnitten sind und deren Durchmesser mit denen anderer Basalkörper übereinstimmt, zu werten. Vermutlich handelt es sich um 4 Basalkörper. Ob diese als Ausgang für die Bildung von begeißelten Mikrogameten oder ob sie als Gametengeißelrudimente zu betrachten sind, müssen weitere Untersuchungen erbringen. Fest steht, daß in den Ultradünnschnitten nie die typische 9 + 2 - Struktur von Flagellen auftrat. Da Mikro- und Makrogamont von S. suicanis sich bereits in so enger Nachbarschaft befinden, ist es fraglich, ob begeißelte und damit frei bewegliche Mikrogameten überhaupt zur Befruchtung notwendig sind. Eine Kernverschmelzung der beiden Gamonten könnte bei dieser engen Lagebeziehung auch so stattfinden. Die vermutliche Lappung des Zellkernes würde allerdings auf eine Mikrogametenbildung hinweisen. Wie sich diese feinstrukturell bei Klossia helicina und Adelina tribolii, die ja über eine ähnliche Syzygie der Gamonten verfügen, darstellt, ist bisher noch nicht bekannt. NABIH (1938) konnte bei Untersuchungen über die Gattung Klossia feststellen, daß sich aus einem Mikrogamonten 4 2-geißelige Mikrogameten bilden.

Im folgenden sollen die Zusammenhänge zwischen Geschlechtsbestimmung und Syzygiebildung, die erstmals neben den Adeleiden Klossia helicina (FLEISCHMANN, 1977) und Adelina tribolii (ŽIŽKA, 1969) auch bei S. suicanis von mir beobachtet werden konnte, beschrieben werden.
Ob sich aus den infektiösen Merozoiten, die in die Darmwand eindringen, weibliche oder männliche Gamonten entwickeln, hängt nach HARTMANN (1947) von äußeren Faktoren ab. Er spricht den Merozoiten eine relative Sexualität zu und versteht darun-

ter eine bisexuelle Anlage der Merozoiten, deren weibliche Potenz aber überwiegt. Ein männlicher kann nur entstehen, wenn sich bereits ein Makrogamont in der Wirtszelle, in die ein anderer Merozoit eindringt, befindet. Die weibliche Potenz des neu hinzugelangenden wird durch die Anwesenheit des Makrogamonten unterdrückt. Da die Geschlechtsdifferenzierung äußeren Einflüssen unterliegt, kann man von phänotypischer Geschlechtsbestimmung sprechen, im Gegensatz zur genotypischen. Nur so ist zu erklären, daß bei Eucoccidium dinophili (GRELL, 1968) nur bei sehr starker Infektion beide Geschlechtsformen ausgebildet werden. Bei sehr schwachem Befall entstehen nur weibliche Gamonten, die sich parthenogenetisch vermehren. Dieses Überwiegen der weiblichen Potenz scheint auch bei S. suicanis der Fall zu sein. Hieraus erklärt sich das Vorkommen solitärer Makrogamonten, aber das Fehlen solitärer Mikrogamonten im Wirtsgewebe. Letztere traten immer nur mit Makrogamonten in Syzygie auf. Diese Syzygiebildung wird bei den Kokzidien nur bei den Gregarinen und Adeleiden (GRELL, 1968) beobachtet. Der Begriff Syzygie ist gleichzusetzen mit Gamontogamie, da man unter Syzygie die paarweise Vereinigung der Gamonten versteht.

Bei allen anderen Kokzidien läuft die geschlechtliche Entwicklung in Form einer Gametogamie ab (GRELL, 1968). Hier entstehen aus den Merozoiten Makrogamonten, die unmittelbar danach zu großen unbeweglichen Makrogameten werden. Die entstandenen stationären Mikrogamonten führen über eine Vielteilung des Kerns zur Ausbildung beweglicher Mikrogameten. Das Zueinanderfinden der geschlechtlich verschiedenen Gameten wird wahrscheinlich chemotaktisch gesteuert. Die Befruchtung findet in Form einer Kernverschmelzung (Karyogamie) statt.

Bei den vorliegenden Untersuchungen über S. suicanis konnte eine den Adeleiden Klossia helicina und Adelina tribolii

sehr ähnliche Gamontogamie beobachtet werden. Da weibliche und männliche Gamonten von unterschiedlicher Form und Größe sind, kann man sie auch als Anisogamontie bezeichnen.
Bei S. suicanis waren beide Gamonten durch das innere Blatt der gemeinsamen parasitophoren Vakuole voneinander getrennt. Es kann also nicht von einer echten Syzygie gesprochen werden, da die beiden nicht unmittelbar miteinander verhaftet waren. Der Begriff "Pseudosyzygie" wäre zutreffender. Auch bei K. helicina (FLEISCHMANN, 1977) liegt keine echte Syzygie vor. Hier befinden sich Makro- und Mikrogamont in je einer eigenen parasitophoren Vakuole. Später verschmelzen die insgesamt 6 Membranen der parasitophoren Vakuole und bilden eine einzige osmiophile Schicht.

Es ist nun zu diskutieren, warum innerhalb der Gattung Sarcocystis Gameto- und Gamontogamie auftreten.
Auch bei Foraminiferen (Protozoa,Rhizopoda) können bei nahe verwandten Arten Gametogamie und Gamontogamie in Erscheinung treten (WESTPHAL, 1974).
Bemerkenswert in dieser Hinsicht ist, daß bei Sarkosporidien bisher nur in Zellkultur (VETTERLING und Mitarb., 1973; MEHLHORN und HEYDORN, 1979) und in einem Reptil (ZAMAN und COLLEY, 1975) Mikrogametenbildung ultrastrukturell dargestellt werden konnte. Meine Untersuchungen an S. suicanis waren die ersten feinstrukturellen, die in dem hochentwickelten Säugetier Hund durchgeführt wurden.

Erstmalig gelang mir die ultrastrukturelle Darstellung einer Sarkosporidien-Sporozyste, die bereits Sporozoiten enthält. MEHLHORN und SCHOLTYSECK (1974) zeigen eine Sporozyste von S. tenella, die sich in einem frühen Sporulationsstadium (Zwei-Kerne-Stadium) befindet. Gleiche Stadien beschreiben

FERGUSON und Mitarb. (1978) von T. gondii und FERGUSON und Mitarb. (1977a)von Eimeria brunetti. Arbeiten über vollsporulierte Sporozysten von T. gondii (CHRISTIE und Mitarb., 1978), von Isospora canis (SPEER und Mitarb., 1973) und von Eimeria nieschulzi (MARCHIONDO und Mitarb., 1978) liegen bereits vor.

Entscheidend für die Exzystation und damit für das Freiwerden der Sporozoiten ist der Aufbau der Sporozystenwand. Bei den Kokzidien gibt es verschiedene Mechanismen der Exzystation. Einmal sind es Sporozysten, die über einen Stieda-Körper verfügen. LEVINE (1971) versteht darunter eine knopfähnliche Verdickung in der Sporozystenwand von Kokzidien. Die Sporozoiten können austreten, wenn der Stieda-body in Gegenwart von Verdauungsenzymen aufgelöst wird. Dies ist der Fall bei den meisten Eimeria-Arten.

Keinen Stieda-Körper besitzen einige Isospora-Arten, z. B. Isospora canis, T. gondii und die Sarkosporidien. Bei T.gondii (FERGUSON und Mitarb.,1978) besteht die Sporozystenwand aus einer äußeren und einer inneren Schicht, letztere ist aus 4 einzelnen gekrümmten Platten zusammengesetzt, die an den Nahtstellen Verdickungen aufweisen. Ähnliche Verhältnisse beschreiben CHRISTIE und Mitarb.(1978) ebenfalls für T. gondii und SPEER und Mitarb. (1973) für Isospora canis.

Da S. suicanis ähnliche Wandstruktur zeigt, kann übereinstimmend mit MEHLHORN und SCHOLTYSECK (1974), die bei S. tenella gleiche Verhältnisse fanden, gesagt werden, daß die dicken Verbindungsstücke der inneren Schicht morphologisch und funktionell gleiche Struktur darstellen. Sie sind als präformierte Bruchstellen, an denen die Sporozoiten austreten, zu verstehen.

Die untersuchten Sporozoiten von S. suicanis innerhalb der Sporozyste weisen die für Kokzidien-Zoiten typischen Organellen

(Rhoptrien, Mikronemen, Polring und subpellikuläre Mikrotubuli) und die für Sporozoen charakteristische Pellikula auf.

Die Darstellung der Sporozyste war nur durch die lange Ultrabeschallung möglich. Die übliche Einbettungsmethode allein führte nicht zum Erfolg. Deshalb soll an dieser Stelle noch auf die Schwierigkeit der elektronenoptischen Präparation von Kokzidienoozysten und -sporozysten eingegangen werden. Durch die sehr resistente Hülle dieser Stadien können Fixativ und Einbettungsmittel nur unvollständig eindringen, was eine mangelhafte bzw. überhaupt keine Darstellung der Innenstruktur zur Folge hat. Außerdem gestaltet sich das Ultradünnschneiden der Proben als schwierig. Die besagten Parasitenstadien fallen oft als Ganzes aus dem Wirtsgewebe heraus, da sie nicht genügend fixiert sind. Aus diesem Grund versuchte ich die Vorbehandlung der Darmproben mit Ultraschall. Ein Teil der Parasiten wurde für die chemischen Reagenzien besser durchlässig. Allerdings mußten qualitative Einbußen hingenommen werden.

V. Zusammenfassung

An 9 kokzidienfreien, mit stark zystenhaltigem Schweinefleisch experimentell infizierten Hunden wurden Untersuchungen zur Gamogonie und Sporogonie von Sarcocystis suicanis durchgeführt.

Die lichtmikroskopischen Untersuchungen ergaben eine Entwicklung der Parasiten in der Lamina propria der Tunica mucosa von Duodenum und Jejunum. Extrazelluläre Zystozoiten treten 12 h p. i., Makro- und Mikrogamonten 12 - 24 h p. i. gehäuft auf. Unsporulierte, sporulierende und sporulierte Oozysten finden sich 6 Tage p. i., Sporozysten 9 Tage p. i. Am 31. und 51. Tag p. i. lassen sich nur sporulierte Oozysten und Sporozysten nachweisen.

Die Ultrastruktur von Makro- und Mikrogamont, deren Syzygie sowie die Mikromorphologie von Sporozysten wird beschrieben. Anhand der elektronenoptischen Ergebnisse konnte die geschlechtliche Entwicklung von S. suicanis als eine Gamontogamie identifiziert werden. Makro- und Mikrogamont lagern sich unter Pseudosyzygiebildung zusammen. Sie werden durch das innere Blatt der parasitophoren Vakuole voneinander getrennt. Somit zeigt S. suicanis Ähnlichkeit mit der Gamogonie der Adeleiden (Sporozoa, Adeleidea).
Die Sporozyste von S. suicanis enthält typische Kokzidien-Sporozoiten. Die Sporozystenwand besteht aus einer dünnen äußeren und einer dickeren inneren Schicht, deren Verdickungen den präformierten Bruchstellen von Sarcocystis tenella und Toxoplasma gondii entsprechen.

Summary: Light and electron microscopic studies on gamogony and sporogony of Sarcocystis suicanis in the small intestine of experimentally infected dogs.

In 9 coccidia-free dogs, experimentally fed with high numbers of cysts, the gamogony and sporogony of Sarcocystis suicanis was studied.

The light microscopical examinations revealed the development of the parasite in the lamina propria of the tunica mucosa of duodenum and jejunum. Extracellular merozoites appeared 12 hr p. i., macro- and microgametocytes 12 - 24 hr p. i. Unsporulated, sporulating and sporulated oocysts were found 6 days p. i., sporocysts 9 days p. i. Only sporulated oocysts and sporocysts were seen on day 31 and 51.

The ultrastructure of sporocysts, macro- and microgametocytes and the formation of syzygy by the two gametocytes is described. By means of the electron microscope the sexual development of S. suicanis was identified as gamontogamy. Macro- and microgametocytes assemble constituting a pseudosyzygy separated by the inner layer of the parasitophorous vacuole. By this the sexual development of S. suicanis resembles that of the Adeleidea (Sporozoa).
The sporocysts of S. suicanis contain typical coccidia-sporozoites. The sporocyst wall consists of a thin outer and a thick inner layer. The inner one shows thickenings, corresponding to the points of fracture of sporocyst walls of Sarcocystis tenella and Toxoplasma gondii.

VI. Literaturverzeichnis

Ashford, R.W. (1977): The fox, Vulpes vulpes, as a final host for Sarcocystis of sheep.
Ann.Trop.Med.Parasitol. 71, 29 - 34

Brehm, H. (1979): Untersuchungen über die Entwicklung von Sarcocystis singaporensis Zaman und Colley, 1976 in der Ratte (Rattus norvegicus Berkenhout, 1969) und in dem Netzpython (Python reticularis Schneider, 1801).
Vet.med.Diss., München 1979

Chauhan, P.P.S., Bhatia, B.B., Agrawal, R.D., Katara, R.P. Ahluwalia, S.S. (1977): On the gametogonic development of bubaline Sarcocystis fusiformis in pups - An experimental study.
Indian J. Exp.Biol. 15, 492 - 494

Chobotar, B., Sénaud, J., Ernst, J.V., Scholtyseck, E. (1975): The ultrastructure of macrogametes of Eimeria ferrisi Levine and Ivens, 1969 in Mus musculus.
Z.Parasitk. 48, 111 - 121

Christie, E., Pappas, P.W., Dubey, J.P. (1978): Ultrastructure of excystment of Toxoplasma gondii oocysts.
J.Protozool.25, 438 - 443

Colley, F.C. (1967): Fine structure of microgametocytes and macrogametes of Eimeria nieschulzi.
J.Protozool.14, 663 - 674

Dissanaike, A.S., Kan, S.P. (1978): Studies on Sarcocystis in Malaysia. I. Sarcocystis levinei n. sp. from the water buffalo Bubalus bubalis.
Z.Parasitk. 55, 127 - 138

Erber, M., Boch, J. (1976): Untersuchungen über die Sarkosporidien des Schwarzwildes. Sporozystenausscheidung durch Hund, Fuchs und Wolf.
Berl.MUnch.Tierärztl.Wschr. 89, 449 - 450

Erber, M. (1977): Möglichkeiten des Nachweises und der Differenzierung von zwei Sarcocystis-Arten des Schweines.
Berl.MUnch.Tierärztl.Wschr.90, 480- 482

Fayer, R. (1970): Sarcocystis: Development in cultured avian and mammalian cells.
Science 168, 1104 - 1105

Fayer, R. (1972): Gametogony of Sarcocystis sp. in cell culture.
Science 175, 65 - 67

Fayer, R. (1974): Development of Sarcocystis fusiformis in the small intestine of the dog.
J.Parasit. 60, 660 - 665

Fayer, R., Thompson, D.E. (1975): Cytochemical and cytological observations on Sarcocystis sp. propagated in cell culture.
J.Parasit. 61, 466 - 475

Ferguson, D.J.P., Hutchison, W.M., Dunachie, J.F., Siim, J.Chr. (1974): Ultrastructural study of early stages of asexual multiplication and microgametogony of Toxoplasma gondii in the small intestine of the cat.
Acta Path. Microbiol.Scand.Sect.B 82, 167 - 181

Ferguson, D.J.P., Hutchison, W.M., Siim, J.Chr. (1975): The ultrastructural development of the macrogamete and formation of the oocyst wall of Toxoplasma gondii.
Acta Path.Microbiol.Scand.Sect. B 83, 491 - 505

Ferguson, D.J.P., Birch-Andersen, A., Hutchison, W.M., Siim, J.Chr. (1977): Ultrastructural studies on the endogenous development of Eimeria brunetti. II.Microgametogony and the microgamete.
Acta Path.Microbiol.Scand.Sect. B 85, 67 - 77

Ferguson, D.J.P., Birch-Andersen, A., Hutchison, W.M. (1977 a): Observations on the ultrastructure of the late sporoblast and the initiation of sporozoite formation in Eimeria brunetti.
Acta.Path.Microbiol.Scand.Sect. B 85, 110 - 112

Ferguson, D.J.P., Birch-Andersen, A., Siim, J.Chr., Hutchison,W.M. (1978): Observations on the ultrastructure of the sporocyst and the initiation of sporozoite formation in Toxoplasma gondii.
Acta.Path.Microbiol.Scand.Sect. B 86, 165 - 167

Fleischmann, B. (1977): Elektronenmikroskopischer Beitrag zum Wirt-Parasit-Verhältnis des Coccids Klossia helicina (Coccidia;Adeleidea)
Rer.nat.Diss., Bonn 1977

Grell, K.G. (1968): Protozoologie
Springer Verlag,Berlin,Heidelberg,New York

Hartmann, M. (1947): Allgemeine Biologie
Verlag Gustav Fischer, Jena

Heydorn, A.O., Rommel, M. (1972): Beiträge zum Lebenszyklus der Sarkosporidien. IV. Entwicklungsstadien von Sarcocystis fusiformis in der Dünndarmschleimhaut der Katze.
Berl.Münch.Tierärztl.Wschr. 85, 333 - 336

Heydorn, A.O. (1977): Beiträge zum Lebenszyklus der Sarkosporidien. IX.Entwicklungszyklus von Sarcocystis suihominis n. spec.
Berl.Münch.Tierärztl.Wschr. 90, 218 - 224

Levine, N.D. (1971): Uniform terminology for the protozoan subphylum Apicomplexa.
J.Protozool. 18, 352 - 355

Marchiondo, A.A., Duszynski, D.W., Speer, A. (1978): Fine structure of the oocyst wall of Eimeria nieschulzi.
J.Protozool. 25, 434 - 437

Mehlhorn, H. (1971): Elektronenmikroskopische Untersuchungen an Entwicklungsstadien von Eimeria maxima (Sporozoa, Coccidia).
Rer.nat.Diss., Bonn 1971

Mehlhorn, H., Scholtyseck, E. (1974): Licht- und elektronenmikroskopische Untersuchungen an Entwicklungsstadien von Sarcocystis tenella aus der Darmwand der Katze. I. Die Oozysten und Sporozysten.
Z.Parasitk. 43, 251 - 270

Mehlhorn, H., Heydorn, A.O. (1979): Electron microscopical study on gamogony of Sarcocystis suihominis in human tissue cultures.
Z.Parasitk. 58, 97 - 113

Munday, B.L., Barker, I.K., Rickard, M.D. (1975): The developmental cycle of a species of Sarcocystis occuring in dogs and sheep, with observations on pathogenicity in the intermediate host.
Z.Parasitk. 46, 111 - 123

Nabih, A. (1938): Studien Über die Gattung Klossia und Beschreibung des Lebenszyklus von Klossia loosi (n.sp.)
Arch.Protistenk. 91, 471 - 515

Reynolds, E. (1963): The use of lead citrate at high pH as an electron opaque stain in electron microscopy.
J.Cell.Biol. 17, 208 - 212

Rommel, M., Heydorn, A.O., Gruber, F. (1972): Beiträge zum Lebenszyklus der Sarkosporidien. 1. Die Sporozyste von Sarcocystis tenella in den Fäzes der Katze. Berl.MÜnch.Tierärztl.Wschr. 85, 101 - 105

Rommel, M., Heydorn, A.O. (1972) : Beiträge zum Lebenszyklus der Sarkosporidien. III. Isospora hominis (Railliet et Lucet 1891) Wenyon, 1923, eine Dauerform der Sarkosporidien des Rindes und des Schweines. Berl.MÜnch.Tierärztl.Wschr. 85, 143 - 145

Ruiz, A., Frenkel, J.K. (1976): Recognition of cyclic transmission of Sarcocystis muris by cats. J.Infect.Dis. 133, 409 - 418

Scholtyseck, E., Hammond, D.M., Ernst, J.K. (1966): Fine structure of the macrogametes of Eimeria perforans, E.stiedae, E.bovis und E.auburnensis. J.Parasit . 52, 975 - 987

Scholtyseck, E., Gönnert, R., Haberkorn, A. (1969): Die Feinstruktur des Makrogameten des HÜhnercoccids Eimeria tenella. Z.Parasitk. 33, 31 - 43

Scholtyseck, E., Mehlhorn, H., Hammond, D.M. (1971): Fine structure of macrogametes and oocysts of coccidia and related organisms. Z.Parasitk. 37, 1- 43

Scholtyseck, E., Mehlhorn, H., Hammond, D.M. (1972): Electron microscope studies of microgametogenesis in coccidia and related organisms.
Z.Parasitk. 38, 95 - 131

Scholtyseck, E., Hilali, M. (1978): Ultrastructural study of the sexual stages of Sarcocystis fusiformis (Railliet, 1897) in domestic cats.
Z.Parasitk. 56, 205 - 209

Sénaud, J., Chobotar, B., Scholtyseck, E. (1976): Die Funktion der Mikropore bei der Ernährung von Sporozoen. Untersuchungen über die Feinstruktur von Plasmodium cathemerium,Eimeria ferrisi,E.stiedai,Besnoitia jellisoni,Frenkelia sp.
Tropenmed.Parasit. 27, 145 - 159

Sheffield, H.G., Fayer, R. (1978): Electron microscopy of in situ development of Sarcocystis cruzi.
Abstr.Int.Congr.Parasitol.
Warschau 1978

Speer, C.A., Hammond, D.M., Mahrt, I.L., Roberts, W.L.(1973): Structure of the oocyst and sporocyst walls and excystation of sporozoites of Isospora canis.
J. Parasit. 59, 35 - 41

Vetterling, J.M., Pacheco, N.D., Fayer, R. (1973): Fine structure of gametogony and oocyst formation in Sarcocystis sp. in cell culture.
J.Protozool. 20, 613 - 621

Westphal, A. (1974): Spezielle Zoologie 1, Protozoen
Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart

Zaman, V., Colley, F.C. (1975): Light and electron microscopic observations of the life cycle of Sarcocystis orientalis sp. n. in the rat (Rattus norvegicus) and the Malaysian reticulated python (Python reticularis).
Z.Parasitk. 47, 169 - 185

Zaman, V., Colley, F.C. (1976): Replacement of Sarcocystis orientalis Zaman und Colley, 1975 by S. singaporensis n. sp.
Z.Parasitk. 51, 137

Zizka, Z. (1969): The fine structure of the macrogametocyte of Adelina tribolii Bhatia, 1937 (Eucoccidia,Telosporea) from the fat body of the beetle Tribolium castaneum Hbst.
J.Protozool. 16, 111 - 120

Herrn Professor Dr. Dr. h.c. J. Boch danke ich für die freundliche Überlassung des Themas und des Arbeitsplatzes.

Bei Herrn Dr. E. Göbel bedanke ich mich für die Anregungen und die Anleitung zu meiner Arbeit.

Frau H. Meyer möchte ich recht herzlich für die technische Unterstützung danken.

Lebenslauf

Name:	Monika Schäffler
geboren am:	15. 6. 1951
in:	Oberschleißheim Landkreis München
Eltern:	Georg Schäffler, + 28. 8. 68 Theres Schäffler, geb. Trostl
Schulbildung:	1957 - 1965 Volksschule Oberschleißheim
	1965 - 1969 Salvator-Realschule München
	1969 - 1972 Sophie-Scholl-Gymnasium München
	Juni 1972 Zeugnis der Reife
Studium:	1972 - 1978 Tiermedizin an der Ludwig-Maximilians-Universität München
	Jan. 1978 Staatsexamen
	Feb. 1978 Approbation als Tierarzt
	1978 - 1979 Dissertationsarbeit am Institut für Vergleichende Tropenmedizin und Parasitologie der Universität München